

密叶杉属的核型分析及其系统位置的探讨 *

李林初

(复旦大学生物系, 上海 200433)

THE KARYOTYPE ANALYSIS OF *ARTHROTAXIS* (TAXODIACEAE) AND ITS SYSTEMATIC POSITION

LI LIN-CHU

(Department of Biology, Fudan University, Shanghai 200433)

Abstract The present paper deals for the first time with an analysis of the karyotypes of *Athrotaxis cupressoides* Don and *A. selaginoides* Don endemic to Tasmania (Australia). Their morphology of somatic chromosomes in seed root-tip cells, chromosome measurements, and diagrams are shown in Plate 1, Table 1 and Fig. 1 respectively. The karyotypic formulas of the two species are $2n=22=22m$ (2SAT) and $2n=22=20m(2SAT)+2sm$ according to terminology Levan et al (1964). They all belong to 1B type of Stebbins' (1971) karyotypic asymmetry which was reported for the first time in the higher plants by Li (1987b). Their chromosome complements are $22=2L+10M_2+8M_1+2S$ and $22=2L+10M_2+6M_1+4S$ respectively according to the standard defined by Kuo et al. (1972) based on relative length. The karyotype of *A. selaginoides* is more advanced than that of *A. cupressoides*.

In the light of karyotypic data, the sequence of the taxodiaceous genera (excl. *Sciadopitys*) from primitive to advanced may be in the following order: *Cryptomeria*, *Glyptostrobus*, *Taxodium*, *Metasequoia*, *Sequoiadendron*, *Sequoia*, *Athrotaxis*, *Cunninghamia* and *Taiwania*. The genus *Athrotaxis* is closely related to *Sequoia* (*Sequoiadendron*) and *Cunninghamia*. The peculiarity of the karyotype of *Athrotaxis* deserves the establishment of a new status Arthrotaxoideae (Wettstein) L. C. Li. This suggestion is also supported by the data from morphology, embryology, palynology and geography. The family Taxodiaceae is divided into six subfamilies and nine genera, as shown in the following table:

* 国家自然科学基金资助项目。

The Project Supported by National Natural Science Foundation of China

本文得到美国哈佛大学胡秀英博士的大力帮助, 澳大利亚塔斯马尼亚林木种子公司《Tasmanis Forest Seeds》的 Dr. T. Walduck 提供试验用种子, 特此一并致谢。

1990. 06.08 来稿。1991.03.06 收到修改稿。

- | | |
|--|--|
| 1. Cryptomerioideae Hida <i>Cryptomeria</i> D. Don | 4. Arthrotaxoideae (Wettstein) L. C. Li |
| 2. Taxodioideae Pilger <i>Glyptostrobus</i> Endl. <i>Taxodium</i> Richard | <i>Athrotaxis</i> D. Don |
| 3. Sequoideae Saxton <i>metasequoia</i> Miki ex Hu et
Cheng <i>Sequoiadebron</i> Buch. <i>Sequoia</i> Endl. | 5. Cunninghamioideae Hida <i>Cunninghamia</i>
<i>R. Brown</i> |
| | 6. Taiwanioidae (Hayata) L. C. Li
<i>Taiwania</i> Hayata |

The systematic positions of *Athrotaxis* in the systems of other authors are discussed too.

Key words *Athrotaxis cupressoides*; *Athrotaxis selaginoides*; Taxodiaceae; Karyotype; Systematics

摘要 本文首次对特产澳大利亚塔斯马尼亚岛的 *Athrotaxis cupressoides* 和 *Athrotaxis selaginoides* 进行了核型分析, 核型公式分别为 $2n=22=22m(2SAT)$ 和 $2n=22=20(2SAT)+2sm$, 均属 Stebbins 的 1B 类型, 它们的染色体相对长度组成为 $22=2L+10M_2+8M_1+2S$ 和 $22=2L+10M_2+6M_1+4S$, 后者比前者较为进化。根据密叶杉属和杉科其他各属核型资料的比较分析, 它们由原始到进步的顺序可能为: 柳杉属、水松属、落羽杉属、水杉属、巨杉属、红杉属、密叶杉属、杉木属和台湾杉属。密叶杉属与红杉属、巨杉属和杉木属较为近缘。这些在以染色体长度比和平均臂比为纵、横坐标的图上得到清楚反映。根据核型资料, 密叶杉属以隶于单型的亚科 Arthrotaxoideae 较为合适, 这也得到形态学、胚胎学、孢粉学和地理学资料的支持。本文还对前人系统中的密叶杉属位置进行了讨论。

关键词 密叶杉属; 杉科; 核型; 系统学

前言

密叶杉属 *Athrotaxis* D. Don 建立于 1841 年, 为杉科 Taxodiaceae 中唯独分布于南半球的一个属, 迄今含 *A. cupressoides* Don, *A. selaginoides* Don 和 *A. laxifolis* Hooker (以下分别简称为 AtC、AtS 和 AtL) 三种, 特产于澳大利亚的塔斯马尼亚岛 (Tasmania) 西部。该属的细胞学研究仅见 Gulline (1952) 所作的染色体计数 ($2n=22$)。关于它的系统位置和亲缘关系, 早自 1847 年开始就已进行众说纷云的讨论 (见表 3)。最近, Hart (1987) 综合了前人的研究资料和 Price & Lowenstein (1989) 应用辐射免疫试验, 都得到密叶杉属与红杉属、巨杉属接近的结论, 李林初 (1989) 曾以 AtS 的球果鳞片特征, (据 Hida 1957) 推测密叶杉属可能与杉木属近缘。由此可见, 尽管一个多世纪来已有许多学者对密叶杉属的系统位置和亲缘关系进行了广泛的研究, 但迄今尚未得到比较明确的结论, 而他们的论据中也缺乏细胞学资料。著名植物进化、遗传学家 Stebbins (1957) 认为“染色体研究常为进化学家和系统发生学家提供有价值的指路明灯, 能说明该类群中所发生的进化过程的性质和进化的趋势。”本文首次报道密叶杉属 AtC 和 AtS 的核型分析, 旨在应用胞核学资料并结合前人的形态学、孢粉学、胚胎学、生化学、古植物学及地理学等的研究结果来综合探讨该属的系统位置和进化关系, 深化对杉科的细胞分类学和系统演化的研究。

材料与方 法

试验用种子由澳大利亚塔斯马尼亚林木种子公司 (Tasmania Forest Seeds) 和 Dr.

T. Walduck 于1989.04.05.提供。AtC 的种子采自塔斯马尼亚海拔 1000m 的峭壁上, 母树高 10m, 径 0.3m; AtS 的种子采自塔斯马尼亚海拔 700m 的积雪山地, 母树高 10m, 径 0.2m。凭证标本存复旦大学生物系植物标本室。

种子经 60℃ 温水浸泡后拌于砾石中 25℃ 保湿培养。取 0.5cm 左右长的种子根用 0.002mol/L 的 8- 羟基喹啉水溶液预处理 5 小时, 在 60℃ 1 mol/L HCl 中解离 2 分钟, 按常规程序制片, 改良的苯酚品红液染色。选取 5 个中期细胞分裂相显微摄影并作染色体长度测量和进行核型分析。染色体相对长度系数(I. R. L.)、核型不对称系数($K_s \cdot A\%$)的计算及核型不对称性类型的划分方法如前文(李林初 1986b)所述。

观 察 结 果

从 50 个细胞分裂相确定 AtC 和 AtS 的体细胞染色体数目均为 $2n=22$, 与 Gulline (1952) 的观察结果一致。未发现非整倍性变异和多倍现象, 也未见 B 染色体。两个种的染色体长度、臂比和类型见表 1, 染色体形态和核型见图版 1、图 1。

表 1 AtC 和 AtS 的染色体长度、臂比和类型

Table 1 The lengths arm ratios and types of chromosomes in *Athrotaxis cupressoides* and *A. selaginoides*

种 名 Species	序号 No.	相对长度 Relative length(%)			相对长度系数 Index of relative length(I. R. L.)	臂 比 Ratio of arms (long arm/short arm)	类 型 Type
		短 臂 Short arm	长 臂 Long arm	全 长 Total			
<i>Athrotaxis cupressoides</i>	1	6.11	6.66	12.77	1.40(L)	1.09	m
	2	4.73	5.39	10.12	1.11(M ₂)	1.14	m
	3	4.26	5.80	10.06	1.11(M ₂)	1.36	m
	4	4.62	5.23	9.85	1.08(M ₂)	1.13	m
	5	3.98	3.72+(1.77)	9.47	1.04(M ₂)	1.38	m*
	6	3.99	5.42	9.41	1.04(M ₂)	1.36	m
	7	3.80	5.09	8.89	0.98(M ₁)	1.34	m
	8	3.89	4.28	8.17	0.90(M ₁)	1.10	m**
	9	3.37	4.48	7.85	0.86(M ₁)	1.33	m
	10	3.35	3.85	7.20	0.79(M ₁)	1.15	m
	11	2.65	3.57	6.22	0.68(S)	1.35	m
<i>Athrotaxis selaginoides</i>	1	6.14	7.18	13.32	1.47(L)	1.17	m
	2	5.04	5.80	10.84	1.19(M ₂)	1.15	m
	3	3.79	6.47	10.26	1.13(M ₂)	1.71	sm
	4	4.43	2.84+(2.60)	9.87	1.09(M ₂)	1.23	m
	5	3.95	4.04+(1.65)	9.64	1.06(M ₂)	1.44	m*
	6	4.36	5.01	9.37	1.03(M ₂)	1.15	m
	7	3.72	4.98	8.70	0.96(M ₁)	1.34	m
	8	3.54	4.42	7.96	0.88(M ₁)	1.25	m
	9	(1.35)+1.60	4.84	7.79	0.86(M ₁)	1.64	m
	10	2.92	3.60	6.52	0.72(S)	1.23	m
	11	2.23	3.52	5.75	0.63(S)	1.58	m

* 随体染色体 ** 具长着丝点区域染色体

*sat-chromosome ** the chromosome with long kinetochore region

由表 1 和图版 1 可见 AtC 的核型全由中部着丝粒染色体组成, 核型公式为

$2n=22=22m(2SAT)$, 染色体的相对长度组成为 $22=2L+10M_2+8M_1+2S$.

核型不对称系数 $K_s \cdot A\%=55.25$. 5

号染色体的长臂带一随体, 8 号染色体

具长着丝点区域. 核型的平均臂比 1.25,

没有臂比大于 2 的染色体, 染色体长度比

为 2.05, 属 1B 类型, 此乃高等植物中

新发现的核型类型(李林初 1987b).

AtS 的核型由 10 对中部着丝粒及 1 对

近中着丝粒染色体组成, 核型公式为

$2n=20m(2SAT)+2sm$, 染色体相对

长度组成为 $22=2L+10M_2+6M_1+4S$.

核型不对称系数 $K_s \cdot A\%=56.93$. 5

号染色体的长臂带一随体, 4 号、9 号

染色体的长臂和短臂分别具一次缢痕。作者还见到也有 1 对染色体具长着丝点区域

的中期细胞分裂相。1 号染色体的两条同源染色体在长度上相差达 16% 左右, 有明显的

杂合现象。核型的平均臂比 1.35, 没有臂比大于 2 的染色体, 染色体长度比为 2.32,

也属 1B 核型类型。

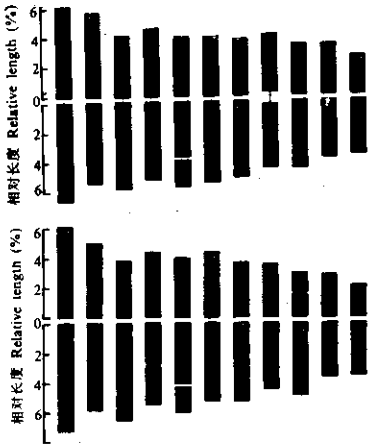


图 1 AtC 和 AtS 的核型模式图

Fig.1 Idiograms of *Athrotaxis cupressoides* (1) and *Athrotaxis selaginoides* (2)

为便于对 AtC 和 AtS 进行比较, 将它们的有关核型数据列入表 2。

表2 AtC 和 AtS 核型的比较

Table 2 A comparison Of karyotypes of *Athrotaxis cupressoides* and *A. selaginoides*

种 名 Species	<i>A. cupressoides</i>	<i>A. selaginoides</i>
核型公式和染色体相对长度组成 Karyotypic formula and Chromosome complement based on their relative length	$K(2n)=22m(2SAT)=$ $2L+10M_2+8M_1+2S$	$K(2n)=20m(2SAT)+2sm$ $=2L+10M_2+6M_1+4S$
平均臂比 Arm ratio in mean	1.25	1.35
染色体长度比 Ratio of the longest chromosome to the -shortest	2.05	2.32
臂比大于 2 的染色体比例 Proportion of chromosomes with arm ratio > 2	0	0
核型类型 Karyotypic type	1B	1B
$K_s \cdot A\%$ 次缢痕数	55.25	56.93
Number of secondary constriction	1	3

讨 论

(一)密叶杉属的核型

1. 从核型看密叶杉属的种间进化趋势

AtC 和 AtS 的核型虽同为 1B 类型, 但它们的核型公式分别为 $22m(2SAT)$ 和 $20m(2SAT) + 2sm$, 后者具 1 对近中部着丝点染色体, 平均臂比、染色体长度比和核型不对称系数都显然比前者的高, 表明它的核型较不对称而具比较进化的趋势。AtS 有 2 对短染色体(S), 也表明它比仅有 1 对短染色体的 AtC 较不对称而较进化。AtC 具较少的次缢痕数目, 日诘等(1979)认为这是裸子植物核型中较原始的特征。AtS 的 1 号染色体的两条同源染色体的明显杂合现象也表明它较为进化。

Stebbins(1957)指出, “一般来讲, 凡是具有不对称核型的植物, 通常都是在形态上专化的, 有时在茎叶部分专化, 有时在花果部分专化, 有时在两方面都专化。” Eames(1913)曾对密叶杉属三个种的球果鳞片作过观察, 表明 AtC 的种鳞略比苞鳞为长; AtL 的种鳞明显短于苞鳞, 呈中间状态; AtS 的种鳞则具退化趋势而大大短于正常发育的苞鳞, 可见 $AtC \rightarrow AtL \rightarrow AtS$ 存在种鳞逐渐变小、退化的演化趋势。这个趋势正是该属所在的 L 进化路线上球果种鳞形态特征的演化规律(李林初 1990)。AtS 的 1 种鳞退化状态, 可能就是它的较进化的核型在繁殖器官形态特征上的专化反映。

2. 具“长着丝点区域”的染色体

AtC 的 8 号(包括 AtS 也有 1 对)染色体具“长着丝点区域”(long kinetochore region)结构, 这是密叶杉属植物核型的一个特征。该结构在杉科已见报道于柳杉属 *Cryptomeria*(李林初、徐炳声 1984)、水松属 *Glyptostrobus*(李林初 1987a)、落羽杉属 *Taxodium*(Schlarbaum et al. 1983, Mehra & Khoshoo 1956)、水杉属 *Metasequoia*(李林初 1986a)、巨杉属 *Sequoiadendron*(Schlarbaum & Tsuchiya 1975)和台湾杉属 *Taiwania*(Kuo et al. 1972; 李林初 1986b), 反映出这是该科植物核型的特点, 从而表明密叶杉属作为杉科的一个属是合适的。到目前为止, 杉科中仅在杉木属和红杉属中未见这种长着丝点区域染色体, 在其他裸子植物中也未见报道。

3. “1B”核型类型

自李林初(1987b)发现了高等植物的新核型类型“1B”后, 已见杉木属、巨杉属、红杉(B-染色体组)属、密叶杉属的核型也为该类型, 它们均位于杉科的 L 进化路线上。高等植物中少见的 1B 核型类型的进化意义还有待深入研究, 但至少就杉科而言它代表了核型的一个进化方向(李林初 1989)。

(二)密叶杉属的系统位置

1. 密叶杉属的亲缘关系和进化地位

根据 Stebbins(1957b)的植物遗传进化理论, 物种的进化程度可在核型的最大与最小染色体的长度差异和染色体的臂比大小上得到反映。从 AtC 和 AtS 及杉科其他植物(见李林初 1989 的论文的表 1)有关核型资料可见杉科各属的染色体长度比和平均臂比由大到小的排列顺序为柳杉属、水松属、落羽杉属、水杉属、巨杉属、红杉属、密叶杉属、杉木属和台湾杉属, 表明它们的核型不对称性渐增, 进化水平依序提高, 密叶杉属的进化

地位则居红杉属(巨杉属)和杉木属之间。这样的关系在图 2 上得到形象反映: 柳杉属的坐标区在图的最左下方, 表明最原始, 其他各属依序向右上方展开, 台湾杉属在图的最右上方, 表明最进化; 密叶杉属的坐标区在红杉属(巨杉属)和杉木属之间, 它一方面与前者部分重叠(或靠近)显示它们近缘, 同时又与后者毗邻而呈相近关系。Eckenwalder (1976)综合运用形态、解剖、胚胎、细胞、孢粉等多学科研究资料所计算的杉科各属间的百分相似系数(见李林初 1990 论文的表 2)也表明与密叶杉属最为近缘的是红杉属和巨杉属以及杉木属并以前者更甚, 这是一个较有说服力的结论。本文结果与之相吻合而彼此支持。密叶杉属的这种亲缘关系在前人(Endlicher 1847; Benthams & Hooker 1883; Eichler 1889; Radais 1894; Wettstein 1911; Pilger 1926; Satake 1934; Buchholz 1948; 塔赫他间 1956; Hart 1987; Price & Lowenstein 1989)的许多研究中也得到一定程度的反映。

不久前, Peters and Christophel(1978)在密叶杉属的化石分布地大洋洲的昆士兰的白垩纪地层发现了与红杉属(球果的大小和形状)、巨杉属(球果鳞片的数目和形状)和密叶杉属(贴伏的叶子)接近的化石属 *Austrasequoia*, 这无疑为密叶杉属与红杉属、巨杉属的近缘关系提供了古植物学支持, 同时也表明密叶杉属至少曾与红杉属、巨杉属包括它自己的近缘在古代南半球同地存在过, 这是它们间近缘关系的历史地理条件。至于现代地理分布中仅见密叶杉属存在于大洋洲, 那可能是其他有关属以后在南半球灭绝所致。同理, 如果密叶杉属确与杉木属相近的话, 那未在大洋洲等密叶杉属的化石分布区发现杉木属或其近缘的化石也是有可能的。

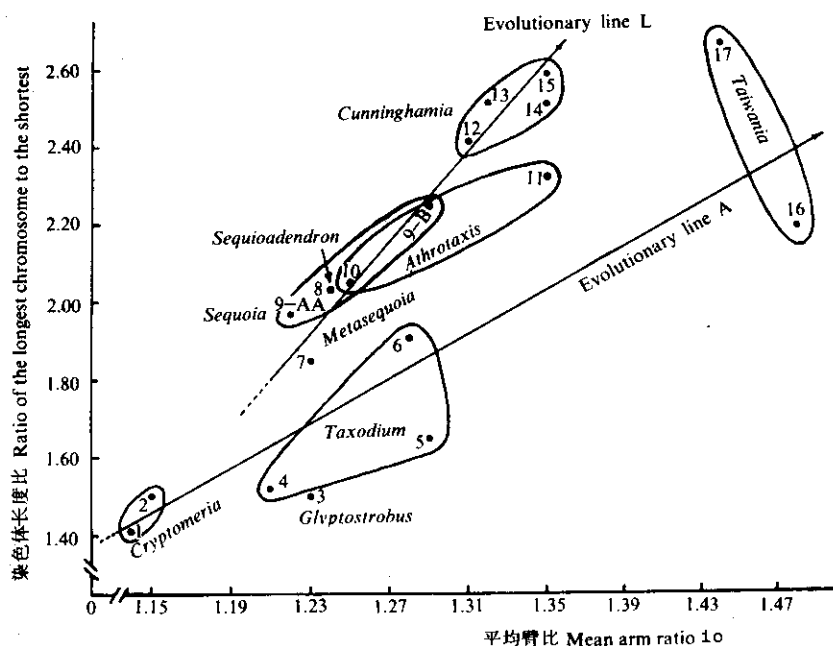


图 2 杉科各属的亲缘关系示意图(据核型资料)

Fig. 2 Diagrammatic representation of the relationship of taxoidaceous genera (based on karyotypic data)

2. 密叶杉属所处的演化路线

由图 2 清楚可见密叶杉属位于杉科的 L 进化路线上并在红杉属(巨杉属)和杉木属之间, 它的有关核型数据符合该路线上分类群的染色体长度比提高较快和平均臂比增长较慢的变化规律。由 Eames (1913) 的观察可见密叶杉属的 AtC、AtL、AtS 体现了种鳞变小、苞鳞渐占优势的演化趋势, 即 L 进化路线上球果鳞片的演变规律(李林初 1990)。早在 1913 年, Eames 就从球果鳞片的形态学特征提出红杉属、密叶杉属、杉木属明显代表了一个进化分枝, 后者显然与 L 进化路线是相当的。值得提出的是, 李林初(1990)曾以 L 进化路线上的水杉属、巨杉属、红杉属、杉木属的每珠鳞着生的胚珠数分别为 5—9、3—12、3—7、3, 而认为具有减化规律。现在知道红杉属和杉木属之间的密叶杉属(AtC 和 AtS)的每珠鳞胚珠数为 3—6 (Peters 1983), 可见该数据进一步完善和支持了这个减化规律, 反过来也是密叶杉属作为该进化路线一员的证据。最近, Price & Lowenstein(1989)根据辐射免疫试验结果又表明杉科内的密叶杉属、水杉属、红杉属和巨杉属近缘, 柳杉属、落羽杉属和水松属(未涉及杉木属和台湾杉属)近缘, 从而构成了两个 Group, 即与 L、A 两条演化路线上的分类群组基本相符。由此可见, 密叶杉属位于 L 进化路线的结论显然得到形态学、胚胎学、生化学等证据的有力支持。

3. 密叶杉属的系统位置

由核型资料如图 2 可见, 密叶杉属是杉科中较为特殊的一属, AtC 和 AtS 的平均臂比和染色体长度比的差距较大, 该属较大跨度的坐标区与红杉属(巨杉属)部分重叠(或靠近)同时又接近于杉木属, 表明了它们的近缘关系, 但同时又明显可见密叶杉属保持着相对独立的系统地位。

由表 3 可见, 除 Saxton(1913)和 Melchior(1954)以外的各个系统(特别是 Eichler 1889)都表明了密叶杉属与杉木属或红杉属(巨杉属)的近缘意向, Wettstein (1911)和 Eckenwalder (1976)还给予密叶杉属以独立的系统位置, 表明这些系统都在一定程度上与本研究结果相吻合而给予支持。Sterling (1949)指出“杉科的球果鳞片构造能反映整个松柏植物中这个结构的发展和进化的过程”, 从而表明了球果鳞片的特征在反映各属的系统地位上的重要意义。密叶杉属植物以其球果鳞片近顶处有一个三角形刺状突起(Dallimore and Jackson 1966, Peters 1983)的外部形态特征区别于科内其他各属; Eames (1913)的观察还表明 AtC、AtL、AtS 的种鳞、苞鳞差异甚大, 一个属的球果鳞片在种间有如此明显变化的现象在杉科内也是绝无仅有的。这些球果鳞片的形态特征也许能反映出密叶杉属具有独立的系统地位, 与上述由核型资料得到的结论相一致。Konar and Oberoi (1969)指出杉科植物的胚胎发育可分为落羽杉型、红杉型、密叶杉型和金松型; 密叶杉属独特地形成 4 个原胚游离核(Brennan and Doyle 1956); 不具裂生多胚现象(Elliott 1951); 它的复合颈卵器侧生并没有套层(jacket) (Brennan and Doyle 1956; 王伏雄等 1980), 仅与红杉属、巨杉属相同而有别于其他各属。这些突出的胚胎学特征也支持密叶杉属具有独立的系统位置及与红杉属、巨杉属的近缘关系。席以珍(1986)及笔者(未发表)观察到密叶杉属以外的杉科植物的花粉都具有乳头状突起, Elliott (1951)则发现该属花粉是杉科中唯一不具乳头状突起的, 从而表明了它的孢粉

表 3 密叶杉属在各杉科系统中的亲缘关系比较

Table 3 Comparison of *Athrotaxis*' relationship in various systems of Taxodiaceae

Endlicher (1847)	Bentham & Hooker (1883)	Eichler (1889)	Radais (1894)	Wettstein (1911)	Saxton (1913)	Pilger (1926)
Cunninghamiaceae <i>Cunninghamia</i> Athrotaxis <i>sequoia</i> <i>Sciadopitys</i>	<i>Taxodiaceae</i> <i>Cryptomeria</i> <i>Taxodium</i> <i>Sequoia</i> Athrotaxis	Taxodiinae <i>Sciadopitys</i> <i>Cunninghamia</i> Athrotaxis <i>Sequoia</i> <i>Cryptomeria</i> <i>Taxodium</i> <i>Glyptostrobus</i>	Cunninghamiaceae Athrotaxis <i>Cunninghamia</i>	Taxodioidae <i>Arthrotaxae</i> Athrotaxis <i>Sequoia</i> <i>Sequoia</i> <i>Cryptomeria</i> <i>Cryptomeria</i> <i>Taxodiaceae</i> <i>Taxodium</i>	Cupressoideae <i>Taxodium</i> <i>Cryptomeria</i> <i>Cunninghamia</i> <i>Taiwania</i> Athrotaxis <i>Glyptostrobus</i>	<i>Taxodioidae</i> <i>Cryptomeria</i> <i>Taxodium</i> <i>Sequoia</i> <i>Taiwania</i> <i>Cunninghamia</i> Athrotaxis <i>Glyptostrobus</i>
Satake (1934)	Buchholz (1948)	Pilger & Melchior (1954)	Takhtajan (1956)	Hida (1962)	Eckenwalder (1976)	
Cunninghamiaceae <i>Cunninghamia</i> Athrotaxis	<i>Sequoioideae</i> <i>Sequoiadendron</i> Athrotaxis <i>Sequoia</i>	<i>Athrotaxae</i> Athrotaxis <i>Taiwania</i>	<i>Cunninghamiaceae</i> <i>Cryptomeria</i> <i>Taiwania</i> Athrotaxis <i>Cunninghamia</i>	<i>Cunninghamioideae</i> <i>Cunninghamia</i> <i>Taiwania</i> Athrotaxis	<i>Cunninghamiaceae</i> Subtribe 1 <i>Cunninghamia</i> <i>Taiwania</i> Subtribe 2 Athrotaxis	

表 4 杉科(不包括金松属)各属的排列

Table 4 The arrangement of taxodiaceous genera (excl. *Sciadopitys*)Subfamily I. *Cryptomerioideae* Hida, 1962*Cryptomeria* D. Don, 1841Subfamily II. *Taxodioidae* Pilger, 1926*Glyptostrobus* Endl., 1847*Taxodium* Richard, 1810Subfamily III. *Sequoioideae* Saxton, 1913*Metasequoia*

Miki ex Hu et Cheng, 1948

Sequoiadendron

Buch., 1939

Sequoia Endl., 1847Subfamily IV. *Arthrotaxoideae* (Wettstein) L. C. Li*Athrotaxis* D. Don, 1841Subfamily V. *Cunninghamioideae* Hida, 1962*Cunninghamia* R. Brown, 1826Subfamily VI. *Taiwanioidae* (Hayata) L. C. Li*Taiwania* Hayata, 1906

学特征。Alvin & Boulter (1974) 的扫描电镜观察还发现密叶杉属植物叶部角质层内表面的凹陷式样和网格的高低、粗细也明显区别于其他杉科属植物。这些特征也都支持密叶杉属具有独立系统地位。最近, Price & Lowenstein (1989) 应用辐射免疫试

验也得到密叶杉属与红杉属、巨杉属接近的结论。综上所述, 密叶杉属的一系列形态学、胚胎学、孢粉学、生化学特征以及许多前人的系统学研究结果都支持从胞核学证据得到的该属与红杉属—巨杉属和杉木属近缘并具有相对独立的系统地位的结论。如果说李林初(1989)根据核型资料把密叶杉属以外的杉科各属纳入五个亚科是正确的话, 那么现在从胞核学等多学科证据将密叶杉属单独隶于红杉亚科和杉木亚科间的密叶杉亚科 *Arthrotaxoideae* (Wettstein) L. C. Li (新等级, 见附录) 也应该是合适的。这样, 本作者(1989)曾对密叶杉属可能与杉木属近缘并同隶杉木亚科的推测须作一定修正, 另外要更正的是原台湾杉亚科的名称应为 *Taiwanioidae* (Hayata) L. C. Li (新等级, 见附录), 原杉科系统则作如表4的修订, 其中 I、II、VI 亚科位于 A 进化路线, III、IV、V 亚科位于 L 进化路线, 各亚科、属的进化水平依所列之序渐增。

笔者不支持 Radais (1894)、Satake (1934) 和 Buchholz (1948) 把密叶杉属与杉木属或红杉属、巨杉属构成一个分类群, 也不赞成 Saxton (1913)、Pilger & Melchior (1954) 等表明的密叶杉属与台湾杉属或水松属的近缘关系(见表3), 因为台湾杉属植物的核型类型(2B)及球果鳞片特征(苞鳞退化、种鳞发育)与密叶杉属大相径庭, 它代表了科内的另一个演化方向, 是最进化的一属。水松属则位于较原始的系统位置并在 A 进化路线上(见图2), 与密叶杉属相距甚远。Hayata (1906, 1907) 和胡玉熹等(1989)认为密叶杉属的系统位置在杉木属和台湾杉属之间, 他们固然表明了密叶杉属与杉木属的近缘关系, 但台湾杉属实际上与它们并不近缘, 又位于不同的进化路线上。如果就进化水平来说, 三者的关系可能是杉木属在密叶杉属和台湾杉属之间。

结 语

本文通过杉科各属核型的比较分析并经多学科资料的论证, 提出了一个新组合密叶杉亚科, 使仅有9个属的杉科(不包括金松属)的亚科数达到6个之多。Sterling (1949) 和 Florin (1952) 指出杉科各属是中生代北半球广泛分布并得到很好发展的一个松柏植物群的后代, 它们现在约半数属为单种属, 局限分布在狭小地区, 现有属代表着不同发育系的最后成员, 本文的研究结果加强了这个观点。但该科的自然系统的建立还有待于作进一步的多学科资料分析和综合研究, 才能得到比较全面和客观的结论。

附录 Appendix

Arthrotaxoideae (Wettstein) L. C. Li, stat. nov. — *Arthrotaxae* Wettstein, Handb. Syst. Bot. 2nd ed. 404, 1911. (orth. Var.)

Taiwanioidae (Hayata) L. C. Li, stat. nov. — *Taiwanioidae* Hayata, in Bot Mag. (Tokyo) 46 (54): 26, 1952. — *Taiwanioidae* L. C. Li, in Acta Bot Yunnan. 11 (2): 123, 1989.

参 考 文 献

- [1] 王伏雄等, 1980: 秃杉的胚胎发育及其与杉科各属的比较。植物分类学报, 18(2): 129—137.
- [2] 李林初, 1986a: 水杉的核型研究。武汉植物学研究, 4(1): 1—5.
- [3] 李林初, 1986b: 秃杉的细胞学研究。植物分类学报, 24(5): 376—381.
- [4] 李林初, 1987a: 水松的细胞学研究。广西植物, 7(2): 101—106.
- [5] 李林初, 1987b: 从杉木看一个新的高等植物核型类型。广西植物, 7(3): 201—204.
- [6] 李林初, 1988a: 落羽杉属植物的核型及细胞地理学研究。植物分类学报, 26(5): 371—377.

- [7] 李林初, 1989: 杉科的细胞分类学和系统演化研究. 云南植物研究, 11(2): 113 — 132.
- [8] 李林初, 1990: 杉科的两条演化路线. 植物分类学报, 28(1): 1 — 9.
- [9] 李林初、徐炳声, 1984: 柳杉染色体核型的研究. 林业科学, 20(3): 323 — 326.
- [10] 胡玉熹、马瑞君, 1989: 中国特有裸子植物的解剖, II. 秃杉. 植物分类学报, 27(2): 96 — 104.
- [11] 席以珍, 1986: 杉科植物花粉形态的研究. 植物研究, 6(3): 127 — 144.
- [12] 徐炳声、方永鑫, 1986: 德昌杉木和米德杉木的胞核学研究. 植物学报, 28(2): 150 — 155.
- [13] 塔赫他间(1956)著, 中国科学院植物研究所译, 1963: 高等植物. 科学出版社, 北京.
- [14] 日诘雅博·田中隆正, 1979: 裸子植物の染色体. 遺伝, 33(6): 31 — 37.
- [15] Alvin, K. L. and Boulter, M. C. 1974: A controlled method of comparative study for Taxodiaceae leaf cuticles. *Bot. J. Linn. Soc.*, 69: 277 — 286.
- [16] Brennan, M. and Doyle, J. 1956: The gametophyte and embryogeny in *Athrotaxis*. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc., N. S.* 27: 193 — 252.
- [17] Benthams, G. and Hooker, J. D. 1883: *Genera Plantarum*, Vol. III. pp. 421 — 442.
- [18] Buchholz, J. T. 1948: Generic and subgeneric distribution of the Coniferales. *Bot. Gaz.* 110: 80 — 91.
- [19] Dallimore, W. and Jackson, A. B. rev. Harrison, S. G. 1966: *Handb Conif. and Ginkgo*, ed. 4. Edward Arnold, London.
- [20] Don, D. 1841: Descriptions of two new genera of the natural family of plants called Coniferae. *Trans. Linn. Soc. Lond.* 18: 163 — 179.
- [21] Eames, A. J. 1913: The morphology of *Agathis australis*. *Ann. Bot.* 27: 1 — 38.
- [22] Eckenwalder, J. E. 1976: Re-evaluation of Cupressaceae and Taxodiaceae: a proposed merger. *Madrono*, 23: 237 — 256.
- [23] Eichler, A. W. 1889: Coniferae. In Engler, A. und Prantl, K.: *Die natürl. pflanzenfam.* II. Teil, 1 Abt. pp. 28 — 116.
- [24] Elliott, C. G. 1951: Some notes on *Athrotaxis*. *Proc. Linn. Soc., N. S. W.* 76: 36 — 40.
- [25] Endlicher, S. L. 1847: *Synopsis Coniferarum*. pp. 5 — 6.
- [26] Florin, R. 1952: On *Metasequoia*, living and fossil. *Bot. Not.* 1952: 1 — 29.
- [27] Gulline, H. F. 1952: The cytology of *Athrotaxis*. *Pap. & Proc. Roy. Soc. Tasmania* 86: 131 — 136.
- [28] Hart, J. A. 1987: A cladistic analysis of conifers: Preliminary results. *Journ. Arnold Arbor.* 68(3): 269 — 307.
- [29] Hayata, B. 1906: On *Taiwania*, a new genus of coniferae from the island of Formosa. *Journ. Linn. Soc.* 32: 330 — 332.
- [30] Hayata, B. 1907: On *Taiwania* and its affinity to other genera. *Bot. Mag. (Tokyo)* 21: 21 — 28.
- [31] Hida, M. 1957: The comparative study of Taxodiaceae from the standpoint of the development of the some scale. *Bot. Mag. (Tokyo)* 45: 567 — 569.
- [32] ———, 1962: The systematic position of *Metasequoia*. *Bot. Mag. (Tokyo)* 75: 316 — 323.
- [33] Konar, R. N. and Oberoi, Y. P. 1969: Recent work on reproductive structures of living conifers and taxads — a review. *Bot. Rev.* 35(2): 89 — 116.
- [34] Kuo, S. R. et al. 1972: Karyotype analysis of some Formosan gymnosperms. *Taiwania* 17(1): 66 — 80.
- [35] Mehra, P. N. and Khoshoo, T. N. 1956: Cytology of conifers. I. *J. Genet.* 54: 165 — 180.
- [36] Peters, M. D. 1983: Taxodiaceae. In Morley B. D. and Toelken H. R. (ed.): *Flowering plants in Australia*. Rigby Publishers, pp. 30 — 31.
- [37] Peters, M. D. and Christophel, D. C. 1978: *Austrosequoia wintonensis*, a new taxodiaceous cone from Queensland, Australia. *Can. J. Bot.* 56: 3119 — 3128.
- [38] Pilger, R. 1926: Coniferae. In Engler, A.: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Ed. 2, vol. 13. Leipzig, Wilhelm Engelmann.
- [39] Pilger, R. and Melchior H. in Melchior, H. and Werdermann, E. 1954: A. Engler's Syllabus der

Pflanzenfamilien, XVI. Abteilung Gymnospermae. Gebrüder Borntraeger. Berlin-Nikolussee.

- [40] Price, R. A. and Lowenstein, J. M. 1989: An immunological comparison of the Sciadopityaceae, Taxodiaceae, and Cupressaceae. *Syst. Bot.* 14(2): 141 — 149.
- [41] Radais, M. 1894: Contribution a l'Etude de l'Anatomie comparee du Fruit des Coniferes. *Ann. Sci. Nat. 7e Ser.* 19: 163 — 368.
- [42] Satake, Y. 1934: On the systematic importance of the vascular course in the cone scales of the Japanese Taxodiaceae (Preliminary report). *Bot. Mag. (Tokyo)* 48: 186 — 205.
- [43] Saxton, W. T. 1913: The Classification of Conifers. *New Phytol.* 13: 242 — 262.
- [44] Schlarbaum, S. E. and Tsuchiya, T. 1975: The chromosome study of giant sequoia, *Sequoiadendron giganteum*. *Silvae Genet.* 24: 23 — 26.
- [45] Schlarbaum, S. E. et al. 1983: Chromosome studies of *Metasequoia glyptostroboides* and *Taxodium distichum*. *Bot. Gaz.* 144: 559 — 565.
- [46] Stebbins, G. L. 1957: Variation and Evolution in Plants. Columbia University Press, New York.
- [47] ———, 1971: Chromosomal Evolution in Higher Plants. Addison-Wesley Publishing Co, California.
- [48] Sterling, C. 1949: Some features in the morphology of *Metasequoia*. *Amer. Jour. Bot.* 37: 461 — 471.
- [49] Wettstein, R. 1911: Handbuch der Systematische Botanik, 2 Aufl. pp. 404.

图版说明 Explanation of plate 1

AtC 和 AtS 的体细胞染色体形态和核型

The morphology of somatic chromosomes and karyotypes in *Athrotaxis*. 1. *A. cupressoides*; 2. *A. selaginoides*

中国古生物学会古植物学分会 第三次代表大会暨学术年会隆重召开

中国古生物学会古植物学分会第三次代表大会暨学术年会于 1992 年 5 月 17 日至 5 月 22 日在湖南慈利隆重召开。会议主要任务是: 1. 换届选举; 2. 以学术年会的形式庆贺李星学先生从事地质古生物学工作 50 周年暨 75 寿辰。

代表来自大专院校, 研究、生产单位及国家基金委、学会、学报等单位 (包括中国科学院、地质、煤炭、石油等系统), 共有 80 多人。会议收到古植物学各方面的论文摘要 40 多篇。会上不少学者作了学术报告, 其中有些涉及到植物系统发育问题, 如: “河南中侏罗世的两种银杏目植物及其系统发育”(周志炎等); “我国早白垩世被子植物生殖器官的研究”(陶君容等); “叶子的起源”(郝守刚); 等等。

会议开得生动活泼, 会上学术空气浓厚, 有些论文内容深入、有新意, 提出了前人没提过的论点和问题, 学术水平较高。

本刊讯

